

УДК 581.526.325.2

**НАПРАВЛЕННОСТЬ И ХАРАКТЕР МНОГОЛЕТНИХ ИЗМЕНЕНИЙ  
ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ И ПОКАЗАТЕЛЕЙ КОЛИЧЕСТВЕННОГО  
РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ НАРОЧАНСКИХ ОЗЕР  
В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ ИХ ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА**

© 2006 Т.М. Михеева, Е.В. Лукьянова

Белорусский государственный университет, г. Минск, Беларусь

Анализируются данные почти 50-летних наблюдений за изменением фитопланктона оз. Нарочь. Процессы эвтрофирования и деэвтрофирования отражаются на количественных параметрах развития фитопланктона и на его фитоценотической структуре (разнообразии, размерном спектре видов и пр.).

Материалы для настоящей статьи по анализу направленных изменений в фитопланктонных сообществах Нарочанских озер – мезотрофном оз. Нарочь, слабоэвтрофном оз. Мястро и эвтрофном оз. Баторино – получены на протяжении почти полувекового периода (1968-2005 гг.). За этот отрезок времени озера прошли в своем эволюционном развитии разные этапы эвтрофирования, обусловленные как природными, так и антропогенными факторами, которые уже привели и продолжают приводить к изменению механизмов функционирования их экосистем и трофического статуса. Период до 1976 г. (I) можно считать временем относительно не нарушенного состояния экосистемы озер. Затем последовал период антропогенного эвтрофирования (1976-1991 гг. – II), вызванный интенсификацией сельского хозяйства на водосборной территории и высокими рекреационными нагрузками. Инвазия в конце 80-х годов моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas и его экспансия, предпринятые государством природоохранные мероприятия в бассейне оз. Нарочь привели к олиготрофизации озер (1992-2005 гг. – III) и заметной перестройке озерной экосистемы. Нарушение водного баланса озер в результате аномально теплых в последние несколько лет климатических условий привело к падению уровня воды и связанному с этим ухуд-

шениюю кислородного режима в озерах. В настоящее время озера пребывают в нестабильном состоянии, перестроечные процессы в структуре и функционировании различных компонентов биоты озер и экосистемы в целом продолжаются.

Процессы эвтрофирования и деэвтрофирования существенно отразились на количественном развитии фитопланктона и его фитоценотической структуре: разнообразии, размерном спектре видов и их сукцессиях, причинно-следственных связях в биотических сообществах и др.

В видовом составе альгофлоры озер по результатам исследований до 1980 г. – периода, до начала эвтрофирования озер, и пяти начальных лет (1976-1980 гг.) периода антропогенного эвтрофирования, насчитывалось 361, 314 и 402 вида, разновидности и формы соответственно. Первое место по числу таксонов во всех трех озерах приходилось на долю зеленых водорослей (свыше 40%), около 30% составляли диатомовые и около 17% – сине-зеленые. В сумме эти группы водорослей насчитывали 85-90% от общего числа видовых и внутривидовых таксонов. В оз. Нарочь таксономическое богатство диатомовых и золотистых водорослей было выше, чем в двух других озерах, и по абсолютным величинам, и по их долевому участию. Наоборот, богатство зеленых (прежде

всего хлорококковых и десмидиевых) и сине-зеленых водорослей возрастало с увеличением трофического статуса озер. Представленность других отделов была примерно одинаковой и не выходила за пределы 1,1-3,6% от общего числа таксонов в озере.

В периоды с 1981 по 1991 г. (продолжение периода эвтрофирования) и с 1992 по 2005 г. (период олиготрофизации) происходило снижение таксономического разнообразия всех отделов и групп водорослей, за исключением золотистых, богатство которых выросло, по сравнению с периодом до 1980 г., особенно заметно в озерах Баторино (с 12 до 28) и Мястро (с 15 до 25) таксонов (табл. 1).

Таксономическое разнообразие альгофлоры озер, по мнению разных исследователей, определяется сочетанием разных факторов: размером, морфометрией, степенью застраивания озер, разнообразием экологических условий и в меньшей степени уровнем трофности. Тем не менее некоторые исследователи, и мы в их числе [1-5] отмечали увеличение таксономического разнообразия фитопланктона при переходе от олиготрофных озер к мезотрофным и слабоэвтрофным и его снижение в гипертрофных озерах. По данным табл. 1 для периода 1992–2005 гг. это увеличение хорошо прослеживается: в оз. Нарочь – 175, в оз. Мястро – 187, в оз. Баторино – 251 таксонов. Как полагает И.С. Трифонова, снижение видового разнообразия в эвтрофных озерах чаще связано с загрязнением или является следствием ацидофикации.

Во все периоды в Нарочанских озерах прослеживается увеличение таксономического разнообразия водорослей с повышением трофического статуса озер.

Межгодовые различия в количестве таксонов, обнаруживаемых в течение вегетационного сезона последних 5 лет (2001-2005 гг.), в каждом из озер существенны: в оз. Нарочь – в 2,7 (38–101 таксон), в оз. Мястро – в 1,7 (29–50), в оз. Баторино – в 1,8 (47–84) раза. В эти годы связь таксономического богатства фитопланктона с трофностью озер не обнаруживается, что, возможно, объясняется не устоявшимся режимом их функционирования и нестабильностью экологических условий,

а также сближением трофического статуса озер, в особенности озер Нарочь и Мястро.

Количество таксонов, среднее для 2001–2005 гг., уменьшилось, по сравнению с периодом 1981-1991 гг., в оз. Нарочь в 3,6 раза, еще больше в оз. Мястро – в 4,7 раза. Вероятно, столь же значительные различия были присущи и оз. Баторино, для которого, к сожалению, данные для этого периода пока не внесены в компьютер для дальнейшей их обработки. В этой связи в сравнительном плане правомочно провести сопоставление данных последних пяти лет с данными для периода 1992-2000 гг. Такое сравнение показало снижение таксономического богатства водорослей в пелагическом планктоне за последние пять лет в оз. Нарочь в 2,1, в оз. Мястро – в 4,2, в оз. Баторино – в 3,8 раза. Это снижение было присуще как общему количеству таксонов, так и всем составляющим его отделам. Тем не менее число таксонов в указанных пределах считается обычным для озер умеренной зоны [5].

Анализ структурной организации пелагического фитопланктона в последние годы показывает, однако, тенденцию постепенного возрастания таксономического богатства. Наиболее отчетливо это прослеживается для оз. Нарочь, в котором заметно увеличивается разнообразие сине-зеленых – с 3 до 19, диатомовых – с 15 до 30, зеленых – с 8 до 30, золотистых – с 6 до 14 таксонов.

Временные изменения, происходившие в структурном составе фитопланктона Нарочанских озер до 1991 г. на разных этапах их эволюции, описаны нами в серии работ [1, 4, 6-13]. Периодически в этот период отмечалось исчезновение существовавших ранее в планктоне видов (не встречены 27 видов диатомовых, 8 видов сине-зеленых, по 2 представителя из десмидиевых и золотистых, по 1 – из вольвоксовых и криптомонад) или появление новых, в том числе редких, не указывавшихся для территории бывшего Союза, среди которых: в оз. Нарочь – представители золотистых *Pseudokephryion poculum* Conr., *Stenokalyx monilifera* Schmid., *Hyalobryon foightii* Lemm., *Uroglenopsis apiculata* Reverd. (позднее и в оз. Баторино), хлорококковых – *Nephrochlamys willeana* (Prinz.) Korschik., ди-

**Таблица 1.** Таксономическая структура альгофлоры озер в разные периоды эволюции их трофического статуса

Группы водорослей	Периоды					
	до 1980 г.		1981–1991 гг.		1992–2005 гг.	
	число таксонов	процент от общего числа	число таксонов	процент от общего числа	число таксонов	процент от общего числа
<b>оз. Нарочь</b>						
Сине-зеленые	49	13,6	37	14,2	25	14,3
Криптофитовые	9	2,5	8	3,1	5	2,9
Динофитовые	8	2,2	6	2,3	10	5,7
Золотистые	22	6,1	32	12,3	27	15,4
Диатомовые	123	34,1	78	30,0	53	30,3
Желтозеленые	1	0,3	1	0,4	2	1,1
Эвгленовые	13	3,6	7	2,7	2	1,1
Зеленые:	136	37,7	91	35,0	51	29,1
вольвоксовые	4	1,1	2	0,8	3	1,7
хлорококковые	108	29,9	70	26,9	40	22,8
улотриксовые	6	1,7	6	2,3	1	0,6
десмидиевые	18	5,0	13	5,0	7	4,0
ВСЕГО	361	100	260	100	175	100
<b>оз. Мястро</b>						
Сине-зеленые	55	17,5	37	19,3	32	17,1
Криптофитовые	8	2,5	8	4,2	6	3,2
Динофитовые	7	2,2	5	2,6	6	3,2
Золотистые	15	4,8	15	7,8	25	13,4
Диатомовые	80	25,5	52	27,1	57	30,5
Желтозеленые	2	0,6	1	0,5	1	0,5
Эвгленовые	7	2,2	3	1,6	3	1,6
Зеленые:	140	44,6	71	37,0	57	30,5
вольвоксовые	5	1,6	1	0,5	3	1,6
хлорококковые	113	36,0	57	29,7	49	26,2
улотриксовые	4	1,3	4	2,1	3	1,6
десмидиевые	18	5,7	9	4,7	2	1,1
ВСЕГО	314	100	192	100	187	100
<b>оз. Баторино</b>						
Сине-зеленые	83	20,5	16	16,3	51	20,3
Криптофитовые	9	2,3	3	3,1	5	2,0
Динофитовые	6	1,5	2	2,0	8	3,2
Золотистые	12	3,0	6	6,1	28	11,2
Диатомовые	110	27,2	20	20,4	54	21,5
Желтозеленые	3	0,7	2	2,0	1	0,4
Эвгленовые	10	2,5	3	3,1	7	2,8
Зеленые:	171	42,3	46	46,9	97	38,6
вольвоксовые	5	1,2	0	0,0	1	0,4
хлорококковые	135	33,4	38	38,8	79	31,5
улотриксовые	5	1,2	1	1,0	3	1,2
десмидиевые	26	6,4	7	7,1	14	5,5
ВСЕГО	404	100	98	100	251	100

атомовых – *Cyclotella melosiroides* (Kirchn.) Lemm., *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal, криптомонад – *Rhodomonas lens* Pascher et Ruttner, сине-зеленых – *Aphanizomenon ovalisporum* Forti и *Planktothrix agardhii* Komärek.; в оз. Баторино – представителя сине-зеленых *Gloeotilla spiralis* Chod.

Инвазия новых видов продолжается до настоящего времени. В период с 2001 по 2005 г. обнаружено 17 новых для флоры Беларуси видов, из них 12 в оз. Нарочь: 7 золотистых – *Chrysolykos angulatus* (Wiillen) Nauwerck, *Chr. planctonicus* var. *recticollis* Nauwerck, *Dinobryon urceolatum* Reverd, *Epipyxis utriculus*

Ehr., *Pseudokephyrium gallicum* Bourrelly, *Kephyrium campanulaeforme* Khmeleva, *Bitrichia ochridana* (Fott) Bourrelly, 2 представителя динофитовых – *Gymnodinium mitratum* Schiller и *Woloszynskia neglecta* (Schilling) Thompson (= *Woloszynskia ordinata* (Skuja) Thompson), 1 представитель вольвоксовых – *Diplostauron angulosum* Korschik.; в оз. Мястро – представитель золотистых *Chrysamoeba helvetica* Reverdin и *Volvox polychlamis* Korschik; в оз. Баторино – представитель золотистых *Epipysis condensata* (Mack) Hillard et Asmund. и представители сине-зеленых *Lemmermanniella parva* Hindak, *Aphanocapsa nubilum* Komárek et Kling., впервые определен как *Cyanodystion plancticum* Meyer представитель сине-зеленых водорослей, долгое время отмечавшийся в озере как безымянный вид. Некоторые из них внесены в «Красную Книгу Республики Беларусь» [14]. Впервые в 2005 г. в оз. Нарочь в заметном количестве отмечен представитель колониальных хлорококковых – *Coenococcus planktonicus* Korschik, а в оз. Мястро – представитель вольвоксовых *V. polychlamys*.

С использованием сканирующего электронного микроскопа СЭМ фирмы «JEOL-JSM-25 S» сотрудником Института биологии внутренних вод РАН С.И. Генкалом определен инвазийный представитель диатомовых *Cyclotella comensis* Grun. (во всех трех озерах), а также *Stephanodiscus heterostylus* Hekanson et Meyer (в озерах Нарочь и Мястро). Впервые в оз. Нарочь открыт новый для науки вид диатомовых водорослей *Cyclotella narochanica* Genkal et Mikheyeva [15].

Одна из основных задач экологии фитопланктона – объяснить распределение и относительное обилие видов в сообществах. Наибольший интерес представляет экология массовых, структурообразующих видов фитопланктона, в том числе водорослей – возбудителей «цветения» воды и их сукцессия.

Основные тенденции изменения состава водорослей фитопланктона озер при обогащении их вод биогенными элементами были установлены еще в 30-е годы XX века при изучении озерного района Англии [16]. Было выяснено, что сукцессия фитопланктона при обогащении озер биогенами идет от чрезвы-

чайно бедного планктона с преобладанием десмидиевых и золотистых водорослей через переходную стадию с преобладанием диатомовых к высокопродуктивному планктону, где полностью доминируют сине-зеленые водоросли. Эти выводы в основном были подтверждены при дальнейших сравнительно-лимнологических исследованиях озер других регионов Европы и Америки. Однако, всеми авторами отмечалось, что трудно выделить виды – показатели того или иного уровня трофии, так как многие водоросли встречаются во всех типах вод лишь с разной численностью популяций. С тех пор и до настоящего времени не прекращается появление работ, в которых авторы приводят доказательства связи развития видов в фитопланкtonных сообществах с тем или иным фактором или их совокупностью.

Обзор факторов, определяющих сукцессию видов в фитопланкне, на период до написания обзора проведен в нашей работе [10]. В нем рассмотрены физические, химические и биологические факторы, рассматривается совместное их влияние как в естественных условиях, так и в эксперименте, а также приведены предложенные на тот момент количественные индексы расчета скорости сукцессии отдельных видов и «индекс суммарных различий», отражающий суммарные изменения сообщества. Ответ на вопрос о том «Как в природе?» был, на основании работ, проанализированных в обзоре, достаточно пессимистичным. В конце обзора приведен ответ крупнейшего английского альголога современности Джона Ланда на вопрос: «Что делать исследователю?» – «Не быть пессимистом, а работать в лаборатории, в природе, физиологически, таксономически, не боясь показаться старомодным» [17].

За прошедшие 20 лет исследования в изучении экологии фитопланктона существенно продвинулись благодаря внедрению новых гидробиологических подходов, методов математического анализа и возможностям компьютерной техники. Как и ранее, признается, что сукцессия видов в фитопланктона связана с влиянием целого комплекса взаимодействующих факторов, среди которых ведущее место отводится, тем не менее, меняю-

щемуся соотношению биогенных элементов в среде. На основании результатов собственных исследований фитопланктона разнотипных озер трех озерных регионов, расположенных в разных климатических зонах Северо-Запада России и Прибалтики: Карельского перешейка (10 озер), Латгальской возвышенности (15 озер) и Большеземельской тундры (20 озер) И.С. Трифонова [5] пришла к выводу, что основным фактором, на 46% определяющим состав доминантов, являются трофические условия и что они значительно сильнее влияют на состав структурообразующих видов, чем на видовой состав фитопланктона в целом. По мнению И.С. Трифоновой, состав и сукцессия массовых видов при эвтрофировании озер во всех регионах идет сходным образом. По мере эвтрофирования возрастает роль убиквистов, видов космополитического распространения с широкой экологической валентностью. Она же предложила выделять два типа сукцессии озерного фитопланктона – сезонную, связанную с последовательной сменой популяций в годовом цикле, и основную, обусловленную эволюцией озер [18]. По ее мнению, в связи с антропогенным эвтрофированием водоемов значительно меняется скорость основной сукцессии, что вызывает необходимость прогнозирования возможного замещения видов в сообществе каждого отдельного водоема и последствий, связанных с этим, для экосистемы в целом.

Несмотря на признание зависимости сукцессии видов и от многочисленных взаимосвязанных факторов среды, именно массовое развитие какого-либо вида вызывает изменение среды, подготавливая условия для других видов. Такая смена видов может считаться автогенной сукцессией [19-21].

По мнению Ланда [22], на ранних стадиях эвтрофирования озер наблюдается увеличение численности эндогенных популяций водорослей, доминировавших до этого в озере, и только позднее происходит смена доминантов, появление экзогенных популяций. Внезапное увеличение численности одного из доминантов или даже субдоминантов – «вспышка» вида – свидетельствует о нарушении стабильности экосистемы [23] и может

быть показателем начальной стадии эвтрофирования. Но, как и в прошлые годы, современные исследователи [5] вслед за Ландом продолжают считать, что огромное разнообразие вариантов сочетания различных факторов среды делает практически невозможным предсказание «вспышки» развития того или иного вида и смену доминирования видов в процессе эвтрофирования. Этот факт усугубляется тем, что помимо олиготрофно-эвтрофной сукцессии (как в случае с озерами, исследованными И.С. Трифоновой), так и эвтрофно-олиготрофной сукцессии (как в случае с Нарочанскими озерами), существуют и другие варианты эволюции озер, связанные с антропогенным воздействием, прежде всего, ацидофикацией и загрязнением. Как правило, в этих условиях происходит деградация сообществ и по многим признакам их состояние в условиях антропогенного стресса сходно с начальными стадиями сукцессии. Это хорошо видно на примере ацидотрофных и гипертрофных загрязняемых озер. Характерной особенностью структуры их фитопланктона является преобладание монодоминантных популяций [4-5].

Сезонная сукцессия видов-доминантов и субдоминантов в озерах Нарочь, Мястро, Баторино в период деэвтрофирования подробно представлена и описана в шести выпусках «Бюллетеня экологического состояния озер» [24-29]. Приведем здесь некоторый анализ данных сукцессии структурообразующих видов в ходе основной, многолетней их сукцессии в процессе эволюции трофического статуса озер на основании динамики максимальной численности вида (поскольку именно максимальные величины развития вида характеризуют оптимальные условия, сложившиеся для него, в то или иное время).

К числу наиболее значимых структурообразующих видов отнесено в оз. Нарочь 29, в оз. Мястро – 40, в оз. Баторино – 33 вида. Из них до начала эвтрофирования в оз. Нарочь не отмечалось 15, в оз. Мястро – 26 и в оз. Баторино – 25 видов. Появившись в период эвтрофирования, большинство из них достигли в этот период и максимальной численности. Это виды, принадлежащие к разным отделам: в оз. Нарочь сине-зеленые водоросли

– *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis pulvorea* (Wood.) Elenk., *Aphanothece clathrata* W. et G.S. West и *Anabaena lemmermanii* P. Richt., представители криптомонад – *Rhodomonas pusilla* (Bachm.) Javor. и *Cryptomonas ovata* Ehr., представитель золотистых *Dinobryon sociale* Ehr., диатомовые – *Achnanthes minutissima* Kütz., *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Simonsen, *Synedra acus* Kütz., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Stephanodiscus rotula* (Kütz.) Hendey, а также *Trachelomonas volvocina* Ehr. из эвгленовых и два представителя хлорококковых – *Ankistrodesmus minutissimus* Korschik. и *N. willeiana*. В оз. Мястро: синезеленые – *A. flos-aquae*, *M. pulvorea*, *A. lemmermanii*, *Lyngbya limnetica* Lemm., *Oscillatoria limnetica* Lemm. и *Gloeocapsa minor* (Kütz.) Hollerb., диатомовые – *Ach. minutissima*, *S. acus*, *S. ulna* (Nitzsch.) Ehr., *St. rotula*, *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Melosira varians* Ag., два представителя золотистых – *Dinobryon divergens* Jmhof и *Ps. pectinatum*, представитель вольвоксовых – *Chlamydomonas* Ehr. sp., хлорококковые – *A. minutissimus*, *Dictyosphaerium pulchellum* Wood., *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *P. duplex* Meyen и *N. willeiana*.

Максимальной численности в период деэвтрофирования в оз. Нарочь из криптомонад достигли два представителя – *R. lens* и *Cryptomonas marssonii* Skuja, из золотистых – *Kephryion mastigophorum* Schmidle, *Chrysidalis peritaphrena* Schmidle и *Chromulina* Cienk. sp., из диатомовых – *Asterionella formosa* Hass., *Attheya zachariasii* Brun и *S. ulna*, из хлорококковых – *D. pulchellum* и *Oocystis pusilla* Hansg. Для оз. Мястро – из синезеленых *A. clathrata*, *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Elenk. и *Gloeotrichia echinulata* (J.S. Smith) P. Richt, из криптофитовых – *Rh. pusilla*, *R. lens*, *C. ovata* и *C. marssonii*, из золотистых – *K. mastigophorum*, *Ch. peritaphrena*, *Chromulina* sp. и *Dinobryon sociale* Ehr., из диатомовых – *A. formosa*, *A. granulata*, *Fr. crotonensis* и *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., из хлорококковых – *O. pusilla*, «вспышка» которого отмечена в 2005 г.

В оз. Баторино, для которого в статье в наибольшей степени охарактеризован пери-

од деэвтрофирования, максимальная численность большинства вышеназванных структурообразующих видов пришлась на период 1992-2000 гг., а представители криптомонад *C. marssonii*, *C. ovata* и хлорококковых – *O. pusilla* получили максимум развития в 2005 г.

В течение ряда последних лет периода олиготрофизации из состава структурообразующих видов во всех трех озерах выпадали сине-зеленые *A. flos-aquae*, *M. pulvorea*, представитель диатомовых *T. fenestrata*, в оз. Баторино также *F. crotonensis*, а в оз. Нарочь – хлорококковые *N. willeiana*, *D. pulchellum*, представитель вольвоксовых *T. volvocina* и желто-зеленых – *Centrictactus belenophorus* Lemm.; в оз. Мястро – виды сине-зеленых *L. limnetica*, *G. minor*, *O. limnetica*, представитель диатомей *A. minutissima* и хлорококковых – *D. pulchellum*.

Многолетние наблюдения, несмотря на их трудоемкость, являются единственным реальным источником информации об изменениях планктонных сообществ под воздействием природных и антропогенных факторов. Они позволяют проследить тенденции изменений в планктоне, связанные с эвтрофированием, на фоне межгодовых и сезонных колебаний, обусловленных климатическими флюктуациями [30].

Тенденции многолетних изменений в фитопланктонных сообществах трех Нарочанских озер до 1980 г. освещались в наших работах [1, 4, 9, 13, 31], а в оз. Нарочь и после 1980 г. в более поздних работах, охватывающих все периоды эволюции его трофического статуса [15, 32-34].

Чаще всего исследователями отмечается отклик фитопланктонных сообществ на эвтрофирование:

- 1) массовым развитием сине-зеленых водорослей,
- 2) ростом биомассы фитопланктона и его продукции,
- 3) снижением фотосинтетической активности, т. е. продуктивности фитопланктона,
- 4) снижением видового разнообразия,
- 5) уменьшением доли нанопланктона.

Такой ответ фитопланктона является следствием уже далеко зашедшего процесса эвт-

рофирования. Нами на примере Нарочанских озер выявлены направленные изменения в фитопланктоне озер на ранних этапах их естественного и антропогенного эвтрофирования, которые выражаются в:

- 1) изменении флористического состава,
- 2) нарушении привычного календаря сукцессии видов,
- 3) непредсказуемости доминирования тех или иных видов,
- 4) возрастании видового богатства и разнообразия,
- 5) изменениях в составе доминирующего комплекса видов,
- 6) изменениях значимости видов в численности и биомассе фитопланктона,
- 7) сдвиге баланса крупно- и мелкоклеточных видов в сторону последних с преимущественным развитием мелкоклеточных синезеленых, хлорококковых и других водорослей и уменьшением долевого представительства крупноклеточных диатомовых и динофлагеллят, в результате чего с большей скоростью нарастает численность фитопланктонных организмов, а их биомасса (и продукция) сохраняет относительную стабильность,
- 8) увеличении числа видов-доминантов,
- 9) увеличении доли нанопланктонной фракции в численности и биомассе фитопланктонных сообществ.

Эвтрофирование Нарочанских озер на про-

тяжении многолетнего периода их исследований носило как прогрессивный, так и инверсивный характер, и, как уже было сказано, существенно отразилось на количественном развитии фитопланктона и его фитоценотической структуре – разнообразии, размерном спектре видов и их сукцессиях, причинно-следственных связях в биотических сообществах и др.

Показателями количественного развития фитопланктона являются величины его численности и биомассы, а также содержание хлорофилла. Уровень среднесезонных значений величин общей биомассы фитопланктона и их межгодовые различия на протяжении 50-летнего периода эволюции каждого из трех озер представлены на рис. 1-3.

Как можно видеть, в период наиболее выраженного антропогенного эвтрофирования количественное развитие фитопланктона заметно увеличилось, в период деэвтрофирования – существенно снизилось: ниже уровня их значений до начала эвтрофирования. В ряду многолетних наблюдений в оз. Баторино количественное развитие фитопланктона было подвержено наибольшим межгодовым флуктуациям.

Средневегетационные значения показателей количественного развития фитопланктона (выраженные в численности клеток и в биомассе) озер Нарочь, Мястро, Баторино в различные периоды и годы наблюдений приведены в табл. 2.

**Таблица 2.** Средневегетационные (V-X) значения показателей развития фитопланктона озер Нарочь, Мястро, Баторино в различные периоды и годы наблюдений

Периоды и годы	Озеро Нарочь, Малый пles		Озеро Мястро		Озеро Баторино	
	Н общ., млн кл./л	В общ., мг/л	Н общ., млн кл./л	В общ., мг/л	Н общ., млн кл./л	В общ., мг/л
1968–1975 гг.	5,35±4,97	0,96±0,38	57,17±73,33	6,31±3,37	315,69±376,20	21,69±10,10
1976–1991 гг.	22,89±17,20	1,58±0,67	102,32±83,26	7,20±3,41	877,12±508,08	18,84±5,99
1992–2000 гг.	29,11±21,83	0,68±0,32	16,59±9,10	1,83±1,26	1366,30±521,42	10,98±3,86
2001 г. (5–9)	4,42±2,89	0,58±0,37	13,24±10,59	2,30±2,46	982,35±803,67	6,38±4,18
2002 г.	22,15±23,91	0,86±0,24	10,79±14,70	1,18±0,87	1675,34±826,83	18,53±7,11
2003 г.	14,91±25,35	0,76±0,53	11,00±9,04	2,05±1,26	46,53±42,17	3,35±2,22
2004 г.	25,52±36,36	1,25±0,85	6,06±4,90	2,52±1,14	1557,19±1416,35	14,77±9,12
2005 г.	52,04±84,23	1,57±0,91	39,25±42,90	2,91±3,17	808,68±685,36	13,67±4,62
2001–2005 гг.	23,81±17,73	1,00±0,40	16,07±13,22	2,19±0,65	1014,02±654,14	11,34±6,27

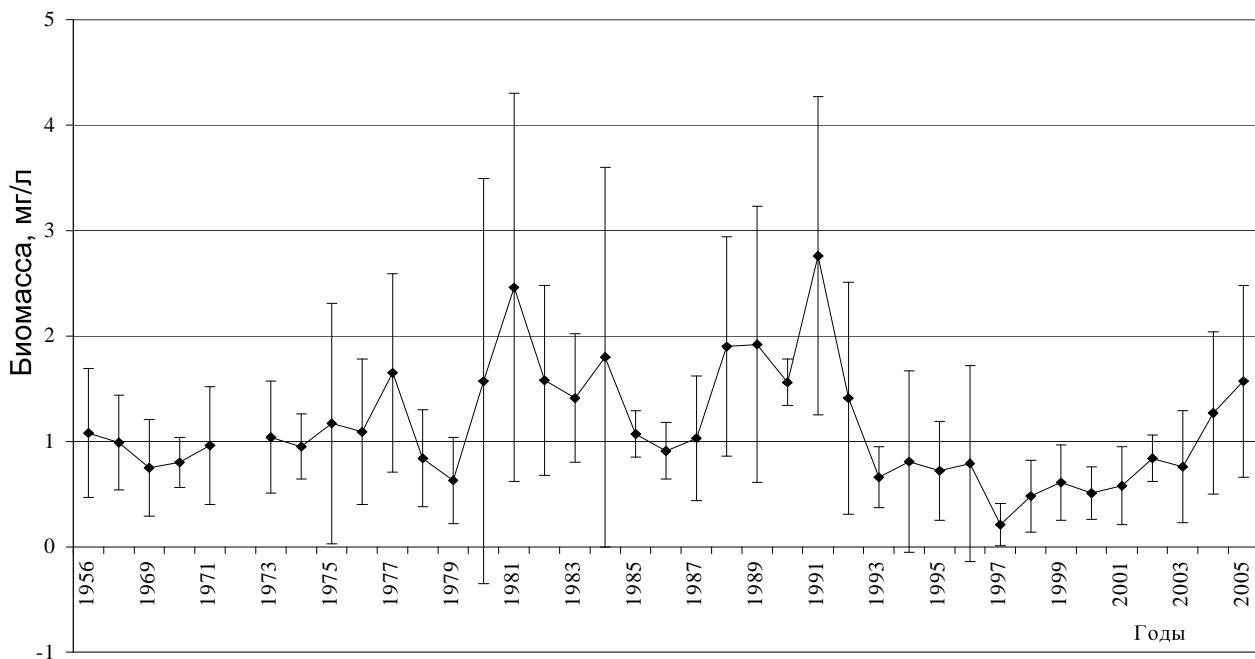


Рис. 1. Многолетняя динамика и размах колебаний среднесезонной биомассы фитопланктона в пелагиали оз. Нарочь (Буй-1) в 1956-2005 гг.

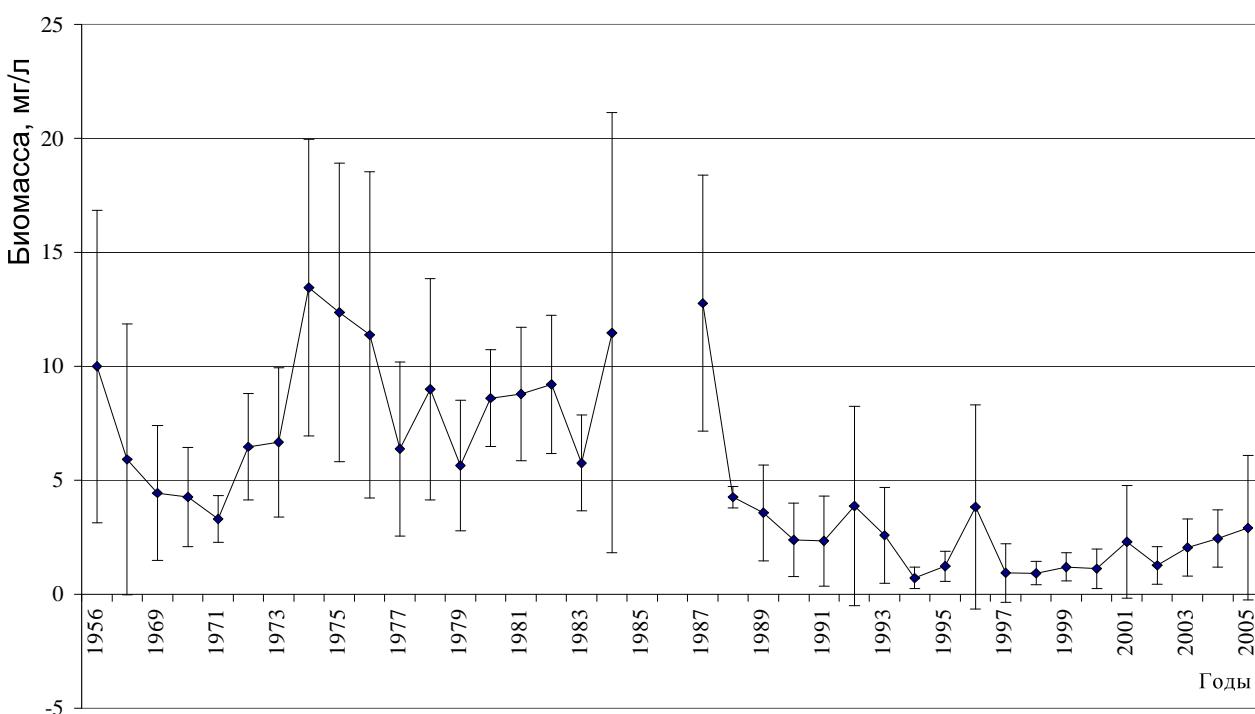
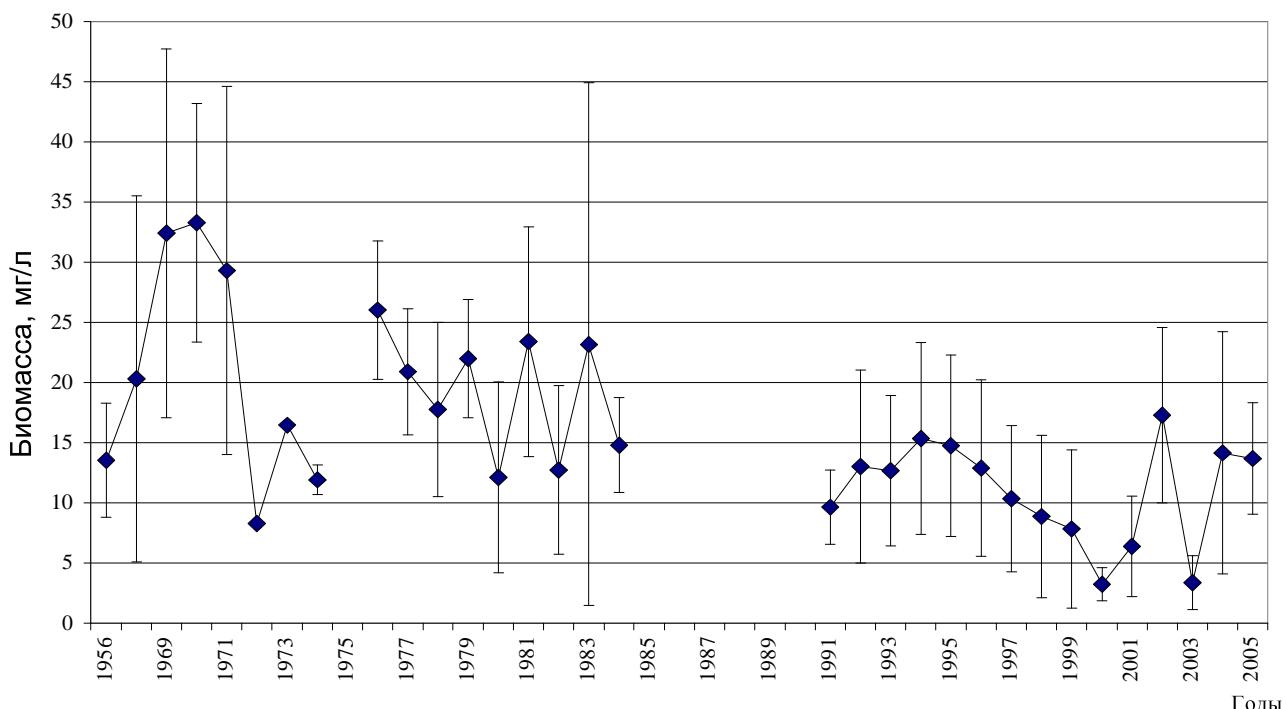


Рис. 2. Среднесезонная биомасса фитопланктона и размах ее колебаний в пелагиали оз. Мястро в 1956-2005 гг.



**Рис. 3.** Среднесезонная биомасса фитопланктона и размах ее колебаний в оз. Баторино в 1956–2005 гг.

Во II периоде существенное увеличение количественного развития фитопланктона как по числу клеток, так и по биомассе, по сравнению с I периодом, имело место в озерах Нарочь и Мястро, в оз. Баторино – по числу клеток, биомасса же фитопланктона в оз. Баторино даже несколько снизилась.

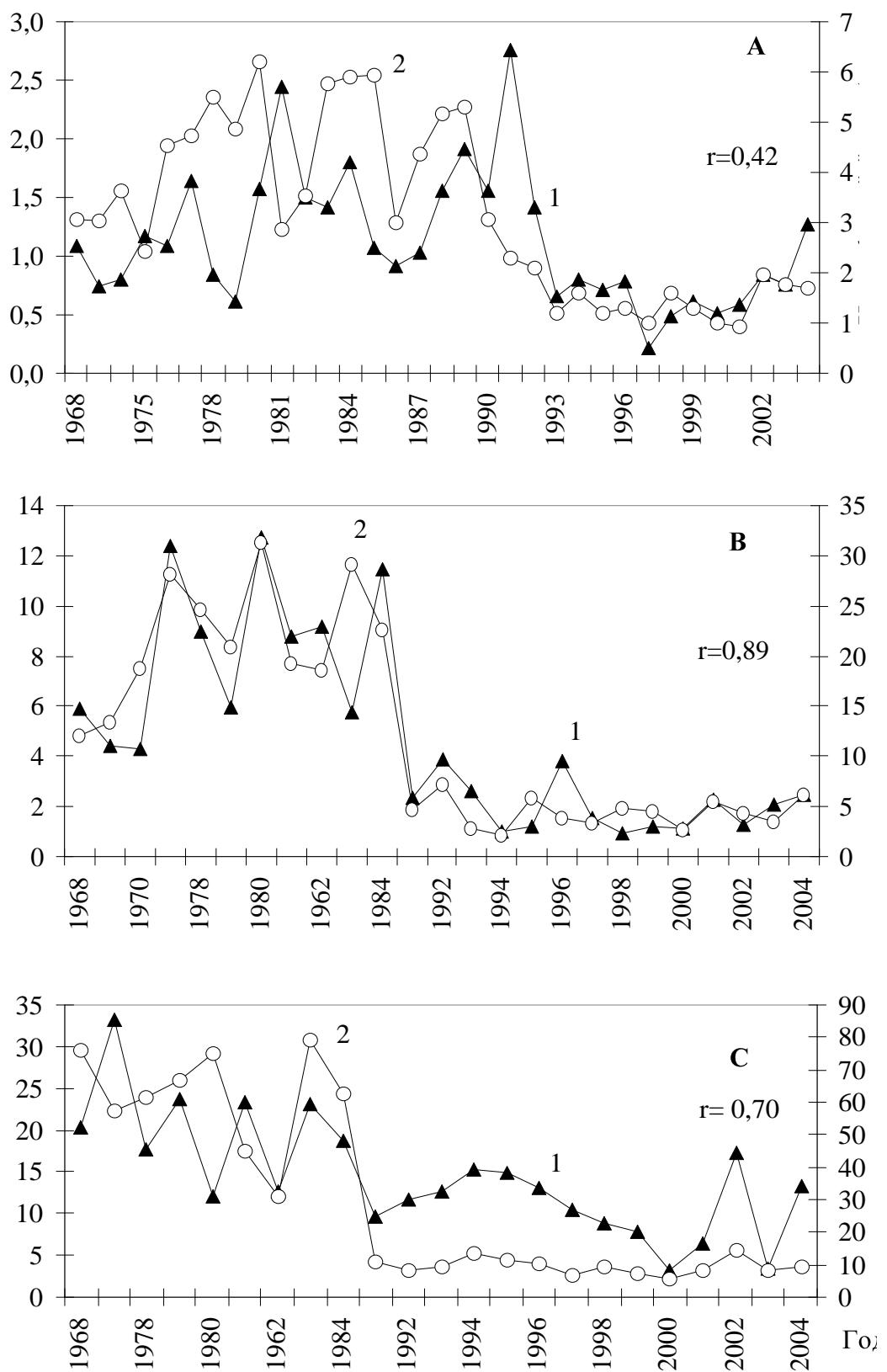
В период деэвтрофирования, наоборот, во всех озерах происходило снижение абсолютных величин как общей биомассы, так и составляющих ее отделов водорослей, при этом наиболее значительным это снижение, по сравнению со II периодом, было в оз. Мястро, в котором масштаб изменения величин биомассы был близок к уровню снижения хлорофилла\* (рис. 4). Адекватно биомассе фитопланктона происходило снижение абсолютного содержания хлорофилла «*a*» и в двух других озерах.

Изменения в количественном развитии фитопланктона на разных этапах эволюции озер сопровождались структурными перестройками внутри фитопланктонных сооб-

щением является 2004 г.), замещаясь криптофитовыми и золотистыми. В оз. Баторино также прослеживается тенденция уменьшения доли диатомовых водорослей в биомассе в период эвтрофирования и ее увеличения в период олиготрофизации и заметное увеличение значимости диатомовых в общей численности организмов. Большее относительное значение во II и III периодах в показателях количественного развития фитопланктона озер стали приобретать золотистые водоросли, которые принято считать показателями чистых вод. Последние стали отмечаться в качестве доминантов в III периоде в начале вегетационного сезона и в оз. Баторино. Между тем относительное значение криптофитовых, часто рассматриваемых в качестве обитателей более трофных и даже загрязненных вод, во II периоде стало заметно меньшим в оз. Нарочь, в оз. Мястро их доля выросла только в общей численности организмов.

Годовая динамика развития фитопланктона (время наступления максимумов и минимумов) в Нарочанских озерах в разные годы существенно меняется в зависимости от кли-

\* Определения содержания хлорофилла выполнялись Р.З. Ковалевской.



**Рис. 4.** Многолетняя динамика среднесезонных значений биомассы фитопланктона (1) и содержания хлорофилла «а» (2) в озерах Нарочь (А), Мястро (В), Баторино (С)

**Таблица 3.** Доля основных отделов водорослей в общей численности организмов\* фитопланктона в Нарочанских озерах в разные периоды и годы наблюдений

Периоды, годы	Сине-зеленые	Криптофитовые	Диатомовые	Золотистые	Зеленые	Прочие
<b>оз. Нарочь</b>						
1968-1975	1,5	41,7	50,0	0,5	5,3	0,7
1976-1991	14,2	20,5	26,5	18,2	18,9	1,7
1992-2000	11,9	36,9	22,5	21,2	6,7	0,7
2001	8,7	34,0	33,3	7,8	14,6	1,6
2002	15,9	29,4	23,2	27,3	3,6	0,5
2003	5,3	60,4	19,4	14,4	0,1	0,4
2004	3,2	59,1	23,0	10,6	3,8	0,2
2005	11,7	35,4	24,9	20,7	7,3	0,0
<b>оз. Мястро</b>						
1976-1991	26,7	17,1	20,5	4,0	29,2	2,5
1992-2000	10,3	41,6	20,4	21,4	4,5	1,6
2001	10,9	32,4	20,6	18,5	3,5	14,1
2002	15,8	34,3	15,5	30,6	3,3	0,5
2003	7,0	47,5	36,5	6,5	2,4	0,2
2004	2,4	36,0	29,0	26,8	5,4	0,3
2005	1,4	57,4	10,3	28,5	2,5	0,0
<b>оз. Баторино</b>						
1976-1991	62,1	5,1	10,4	11,1	11,2	0,1
1992-2000	58,8	4,4	16,0	12,7	7,9	0,3
2001	31,1	2,2	36,7	27,1	2,3	0,6
2002	36,2	1,2	41,9	18,0	2,4	0,3
2003	14,1	9,6	52,3	17,5	5,9	0,5
2004	40,4	2,9	23,1	25,6	7,9	0,1
2005	34,4	7,1	30,6	22,2	5,0	0,5

Примечание. \* - Общепринятое выражение численности - общая численность клеток, включающая число одиночных водорослей, число клеток в нитях и колониях. Однако клетки в колонии или нити в процессах метаболизма тесно связаны друг с другом и могут функционировать как единый организм. В связи с этим, наряду с учетом общего числа клеток, нами также приводится учет числа организмов (планктонных единиц), где колонии и нити считаются отдельными организмами.

матических условий года. В мезотрофном оз. Нарочь чаще всего проявляются два максимума биомассы: весенний, начинающийся вскоре после вскрытия озера и заканчивающийся с установлением температурной стратификации, и осенний – в сентябре-октябре, а в последние годы – и в июле-августе. В последние годы весенний максимум часто превышает летне-осенний. В слабоэвтрофном оз. Мястро также постоянно наблюдаются два пика: весенний – в те же сроки, что и в оз. Нарочь, и летний – в июле-августе или даже в сентябре-октябре. В эвтрофном оз. Баторино весенний пик лишь намечается в отдельные годы, а летний – очень растянут. Изменение хода годовой динамики присуще «аномальным» по климатическим условиям годам, например, годам с почти отсутствую-

ществом, о которых можно судить по изменению доли ведущих отделов водорослей в общих показателях количественного развития фитопланктона (табл. 3-5).

В озерах Нарочь и Мястро во все периоды первое место в биомассе фитопланктона занимали диатомовые водоросли, в оз. Баторино – синезеленые, за исключением 2003 и 2005 гг., когда на первое место и в оз. Баторино тоже вышли диатомовые водоросли. В 90-е годы их биомасса особенно заметно снизилась в оз. Нарочь. Снижение доли диатомовых в оз. Нарочь отчетливо прослеживается и по численности клеток и по численности организмов. В оз. Мястро их относительное значение в общей биомассе фитопланктона стало последовательно снижаться со II периода до последних лет (единственным исклю-

**Таблица 4.** Доля основных отделов водорослей в общей численности клеток фитопланктона в Нарочанских озерах в разные периоды и годы наблюдений

Периоды, годы	Сине-зеленые	Криптофитовые	Диатомовые	Золотистые	Зеленые	Прочие
<b>оз. Нарочь</b>						
1968-1975	43,5	20,3	20,2	0,0	14,2	0,0
1976-1991	58,7	7,3	8,5	9,2	15,6	0,5
1992-2000	56,8	12,2	8,2	15,7	6,8	0,3
2001	44,4	17,7	16,5	5,3	12,6	3,5
2002	54,2	12,2	13,5	19,5	0,3	0,3
2003	52,2	22,1	11,1	14,1	0,3	0,2
2004	57,5	17,1	15,8	8,4	1,2	0,0
2005	65,2	9,8	11,2	11,0	2,8	0,0
<b>оз. Мястро</b>						
1968-1975	70,2	4,0	10,3	0,0	15,1	0,0
1976-1991	74,4	4,0	7,0	1,9	12,1	0,5
1992-2000	41,8	20,6	18,8	13,4	4,3	1,1
2001	48,4	22,4	7,3	16,7	2,3	3,0
2002	35,9	19,4	12,9	29,5	2,0	0,3
2003	53,3	20,7	19,6	5,1	1,3	0,0
2004	39,1	16,0	17,3	21,4	6,2	0,1
2005	60,0	15,2	10,4	11,9	2,4	0,0
<b>оз. Баторино</b>						
1968-1975	80,9	0,9	4,3	0,0	6,6	0,0
1976-1991	92,3	0,3	1,2	1,4	3,2	0,0
1992-2000	96,5	0,2	1,2	1,1	1,0	0,0
2001	96,1	0,5	1,2	1,6	0,4	0,1
2002	80,9	0,7	9,4	7,7	1,1	0,2
2003	53,2	4,1	24,5	9,9	8,1	0,2
2004	95,6	0,2	1,5	1,9	0,8	0,0
2005	97,0	0,3	1,2	1,0	0,5	0,0

щим ледовым покровом («теплая зима») или обусловленным другими метеорологическими особенностями вегетационного сезона («холодное» или «жаркое» лето).

Изменение видового разнообразия фитопланктона в период эвтрофирования (I – 1976–1991 гг.) и деэвтрофирования (II – 1992–2005 гг.) озер прослежено по некоторым широко используемым для оценки биологического разнообразия индексам (табл. 6).

Прослеживается, что индексы видового разнообразия выше в период эвтрофирования. Индексы для периода деэвтрофирования и для последних 5 лет в пределах отдельного озера близки, но различаются между озерами: более высокие их значения присущи для эвтрофного оз. Баторино, меньшие – для оз. Мястро. Гораздо более выраженные различия, чем по величинам индекса Шеннона-Уивера\*, в связи с различием трофического

статуса озер отмечены по таксономическому богатству. Индекс выравненности Пиелоу, оказался выше в мезотрофном оз. Нарочь и снижался по мере снижения трофности озер. Можно заключить, что при несколько более высоком видовом разнообразии, фитопланктонное сообщество эвтрофного в настоящее время, а в более ранние годы – высокоэвт-

\* – ошибочно называется индексом Шеннона-Уивера, или Шеннона-Вивера [36]; правильно называть Шеннона-Винера, так как они предложили индекс независимо друг от друга, практически в одно и то же время: Н. Винер (цит по: [36]) при обсуждении теории информации в своей книге «Cybernetics», а К. Шеннон в своей одноименной работе, опубликованной с работами В. Вивера в одной книге [37], после чего авторство индекса было ошибочно приписано В. Виверу, а не Н. Винеру (цит по: [36]).

Примечание редактора выпуска. К сожалению, авторы здесь вводят читателя в заблуждение. Все-таки правильно называть его индексом Шеннона-Уивера (C. Shannon, W. Weaver [37]), т.к. именно с их монографической работы началось его «победное шествие». Хотя, по свидетельству самого Н. Винера, «такая мысль возникала почти одновременно у нескольких авторов», но раньше всего – в работе 1941 г. А. Н. Колмогорова...

**Таблица 5.** Доля основных отделов водорослей в общей биомассе фитопланктона в Нарочанских озерах в разные периоды и годы наблюдений

Периоды, годы	Сине-зеленые	Криптофитовые	Диатомовые	Золотистые	Зеленые	Прочие
<b>оз. Нарочь</b>						
1968-1975	10,7	31,2	38,2	0,0	16,0	0,8
1976-1991	13,0	12,6	43,4	16,7	6,6	7,2
1992-2000	22,1	25,4	27,3	18,1	3,9	3,2
2001	16,1	21,1	53,8	5,3	1,5	2,2
2002	31,8	14,7	24,9	14,9	0,2	13,4
2003	16,2	38,1	24,0	7,3	0,9	13,6
2004	20,9	31,6	37,6	8,1	1,8	0,0
2005	30,9	22,7	40,6	5,1	0,8	0,0
<b>оз. Мястро</b>						
1968-1975	28,0	20,6	37,7	0,0	12,2	0,0
1976-1991	19,2	10,0	50,0	4,3	9,6	6,5
1992-2000	6,9	26,2	48,4	13,0	1,6	4,0
2001	24,1	25,2	34,8	12,7	2,0	1,2
2002	17,4	32,0	21,4	24,6	4,0	0,7
2003	30,7	13,5	5,2	47,9	0,5	2,2
2004	1,8	16,2	58,5	13,0	1,4	9,2
2005	49,7	25,0	10,7	8,0	0,6	5,9
<b>оз. Баторино</b>						
1968-1975	53,1	3,2	26,1	0,0	12,2	0,0
1976-1991	43,9	5,9	21,6	7,8	16,4	0,5
1992-2000	59,1	2,1	22,7	6,7	7,1	2,3
2001	64,9	3,3	14,7	10,9	3,7	2,5
2002	35,1	1,6	31,9	23,1	5,6	2,6
2003	13,4	9,4	45,5	13,6	9,5	8,5
2004	44,7	1,9	18,5	23,0	3,9	7,8
2005	31,0	7,0	34,1	9,4	4,4	6,4

рофного оз. Баторино по-прежнему остается наименее выравненным по сравнению с озерами Мястро и Нарочь. Существенное снижение числа видов, индекса Шеннона-Уивера и уменьшение индекса сходства альгофлоры Жаккара между озерами свидетельствуют о произошедшем в период олиготрофизации упрощении структуры фитопланктонных сообществ.

Трофический статус озер и его изменение в разные периоды их эволюции достаточно хорошо отражает предложенный В.В. Бульоном [38] индекс трофического состояния (ИТС): ИТС = 40 + lg хл.а (табл. 7).

В настоящее время, как уже было сказано в начале статьи, озера пребывают в нестабильном экологическом состоянии, перестроечные процессы в фитоценозах озер продолжаются. Материалы по развитию фитопланктонных сообществ, которые одними из первых реагируют на изменения окружающей

среды, указывают на замедление процесса дэвтрофирования озер, наблюдавшегося с 1990 г, и позволяют высказать предположение о начале нового повышения уровня их трофического состояния.

В последние годы, несмотря на намечающиеся тенденции стабилизации ситуации, показатели количественного развития фитопланктона свидетельствуют о более низком трофическом статусе озер Нарочь, Мястро, Баторино, чем до начала их эвтрофирования. Наибольшее отставание присуще оз. Мястро, что может быть связано с сукцессией разных видов в озерах на протяжении изучавшегося периода их эволюции, изменением степени «колониальности», размерного состава и средней массы единицы фитопланктонного сообщества. Однако, по данным последних трех лет [24-29], можно предположить, что озера могут перейти на виток повторного их эвтрофирования.

**Таблица 6.** Индексы биологического разнообразия и доминирования фитопланктона озер Нарочь, Мястро, Баторино в период их эвтрофирования (I) и деэвтрофирования (II)

Показатель	Оз. Нарочь		Оз. Мястро		Оз. Баторино	
	I	II	I	II	I*	II
Число видов	20±5	11±2	28±12	12±3	29	25±4
Индекс Шеннона–Винера** (по орг.)	3,01±0,40	2,08±0,33	3,34±0,92	1,83±0,24	1,16	2,04±0,43
Индекс Шеннона–Винера (по биом.)	2,84±0,46	2,30±0,25	2,91±0,71	2,17±0,30	3,06	2,37±0,45
Индекс выравненности Пиелоу (по орг.)	0,71±0,07	0,61±0,07	0,71±0,11	0,53±0,06	0,27	0,44±0,09
Индекс выравненности Пиелоу (по биом.)	0,67±0,07	0,68±0,06	0,62±0,10	0,63±0,08	0,64	0,51±0,10
Индекс доминирования K/S по Л. Я. Ащепковой [35] (по орг.)	0,25±0,05	0,27±0,04	0,22±0,03	0,23±0,05	0,13	0,14±0,03
Индекс доминирования K/S по Л. Я. Ащепковой (по кл.)	0,17±0,02	0,21±0,05	0,17±0,05	0,22±0,04	0,04	0,08±0,03
Индекс доминирования K/S по Л. Я. Ащепковой (по биом.)	0,26±0,04	0,30±0,05	0,23±0,04	0,29±0,05	0,18	0,17±0,04
Индекс доминирования по Симпсону (по орг.)	0,21±0,06	0,35±0,08	0,23±0,14	0,45±0,06	0,40	0,37±0,08
Индекс доминирования по Симпсону (по кл.)	0,43±0,10	0,55±0,10	0,43±0,12	0,49±0,10	0,86	0,67±0,12
Индекс доминирования по Симпсону (по биом.)	0,24±0,08	0,30±0,06	0,25±0,11	0,34±0,09	0,23	0,32±0,07

\* – данные за 1991 г.

**Таблица 7.** Величины индекса трофического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино в разные периоды эволюции их трофического статуса

Периоды	Нарочь	Sd	Мястро	Sd	Баторино	Sd
1968–1975 гг.	49,59	1,40	64,64	3,33	76,42	1,73
1976–1991 гг.	52,70	2,79	63,15	6,50	73,43	5,74
1992–2000 гг.	42,48	2,09	51,76	3,39	58,85	2,29
2001–2005 гг.	44,42	2,96	54,09	2,28	60,66	2,17

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Михеева Т. М.* Фитопланктон, его продукция, эпифитон, макрофиты // Экологическая система Нарочанских озер. Минск: Университетское, 1985.
2. *Pavoni M.* Die Bedeutung des Nannoplanktons im Vergleich zum Netzplankton // Schyweiz. Zeitschr. Hydrol. 1963. Bd. 25, H. 3.
3. *Eloranta P.* Effects of size of sample counted in phytoplankton analyses // Ann. Bot. Fenn. 1978. Vol.15.
4. *Михеева Т.М.* Структура и функционирование фитопланктона при эвтрофировании вод: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. Минск, 1992.
5. *Трифонова И.С.* Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. СПб., 1994.
6. *Михеева Т.М., Крючкова Н.М., Петрович П.Г., Ковалевская Р.З.* Многолетние наблюдения за биологическими показателями и их значение для оценки изменений состояния водоема // IV съезд ВГБО: Тез. докл. Ч. 4. Киев: Наук. думка, 1981.
7. *Михеева Т. М., Макаревич Т. А.* Фитопланктон мезотрофного озера в условиях антропогенного воздействия // Биологическое и рыбохозяйственное исследование водоемов Прибалтики: Тез. докл. XXI науч. конф. по изучению и освоению водоемов Прибалти-

- ки и Белоруссии. Т. I. Псков: ГосНИОРХ, 1983.
8. *Михеева Т.М.* Отношение численности к биомассе фитопланктона как возможный показатель эвтрофирования вод // Антропогенное эвтрофирование природных вод: Материалы III Всесоюз. симпоз., Черноголовка: ОИХФ АН СССР, 1983.
  9. *Михеева Т.М.* Направленные изменения в структуре фитопланктонного сообщества озер разного трофического типа под влиянием хозяйственной деятельности человека // История озер СССР: Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. Таллин: РИСО АН ЭССР, 1983. Т. 2.
  10. *Михеева Т.М.* Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1983.
  11. *Михеева Т.М.* Эвтрофирование водоемов и доминирование видов в фитопланктоне // Лимнология горных водоемов: Тез. докл. Всесоюз. совещ. по лимнологии горных водоемов. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1984.
  12. *Михеева Т.М.* Величины индекса Стокнера для современной планктонной и ископаемой диатомовой флоры озер разного трофического статуса и их пригодность в качестве индикаторов эвтрофирования водоемов // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987.
  13. *Михеева Т.М.* Структура и функционирование фитопланктона озер Нарочь, Мястро, Баторино в связи с их эвтрофированием // История озер. Рациональное использование и охрана озерных водоемов: Тез. докл. 8 Всесоюз. симпоз. Минск, 1989.
  14. Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. Гл. редактор: Л.И. Хоружик (предс.), Л.М. Сущеня, В.И. Парфенов и др. Минск: БелЭн, 2005.
  15. *Михеева Т.М., Генкал С.И.* Изменения в составе планктонных центрических диатомовых водорослей Нарочанских озер в процессе эволюции их трофического статуса // Докл. НАН Беларуси. 2005. Т. 49, № 3.
  16. *Pearsall W.N.* Phytoplankton in the English lakes: II. The composition of the phytoplankton in relation to dissolved substances // J. Ecol. 1932. Vol. 20.
  17. *Lund J.W.G.* The ecology of the freshwater phytoplankton // Biol. Rev. 1965. Vol. 40.
  18. *Трифонова И.С.* Сезонная и основная сукцессия озерного фитопланктона // Гидробиол. журн. 1986. Т. 32, № 3.
  19. *Fogg G.E.* Algal cultures and phytoplankton ecology. London, 1965.
  20. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975.
  21. *Reynolds C.S.* The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge, 1984.
  22. *Lund J.W.G.* Phytoplankton // Eutrophication: causes, consequences, correctives. Washington, 1969.
  23. *Федоров В.Д.* Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1970. № 2.
  24. Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (1999 год) / Под ред. А.П. Остапени. Минск: БГУ, 2003.
  25. Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (2000 год) / Под ред. А.П. Остапени. Минск: БГУ, 2003.
  26. Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (2001 год) / Под ред. А.П. Остапени. Минск: БГУ, 2003.
  27. Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (2002 год) / Под ред. А.П. Остапени. Минск: БГУ, 2003.
  28. Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (2003 год) / Под ред. А.П. Остапени. Минск: ООО «Белсэнс», 2005.
  29. Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мястро, Баторино (2004 год) / Под ред. А.П. Остапени. Минск: ООО «Белсэнс», 2005.
  30. *Трифонова И.С.* Многолетние изменения фитопланктона и динамика популяций его массовых видов // Влияние климатических изменений и эвтрофирования на динамику планктонных популяций мезотрофного озера / И.С. Трифонова, Н.К. Воронцова, Е.С. Макарцева и др. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 2003.
  31. *Остапеня А.П., Петрович П.Г., Михеева Т.М. и др.* Особенности биологической про-

- дуктивности экосистемы озер Нарочь, Мястро, Баторин // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод: Тр. Всесоюз. симпоз. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1973.
32. *Михеева Т.М.* Изменение степени ассоциированности и весовых характеристик планктонных водорослей в ходе эвтрофирования и деэвтрофирования озер // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы Междунар. науч. конф. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 2000.
33. *Михеева Т.М., Макаревич Т.А., Лукьянова Е.В.* Количественное развитие фитопланктона озера Нарочь в разные периоды эволюции его трофического статуса // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы II Междунар. науч. конф. Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 2003.
34. *Михеева Т.М., Лукьянова Е.В.* Сравнительная оценка количественного развития фитопланктона в литоральной и пелагической зонах озера Нарочь на разных этапах эволюции его трофического статуса // Стратегия развития аквакультуры в условиях XXI века = Aquaculture development strategy under conditions of XXI century: Материалы междунар. науч.-практ. конф. Минск: ОДО «Тон-пик», 2004.
35. *Кожова О.М., Ащепкова Л.Я., Загоренко Г.Ф.* Исследование некоторых методов биологического контроля рек // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири (чтения памяти проф. М.М. Кожова). Вып. 3. Иркутск, 1979.
36. *Washington H.G.* Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems / Water Res. 1984. Vol. 18, № 6.
37. *Shannon C.E., Weaver W.* The Mathematical Theory of Communication / The University of Illinois Press. Urbana, 1949.
38. *Бульон В.В.* Первичная продукция планктона и классификация озер // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987.

## **TENDENCY AND CHARACTER OF PERENNIAL CHANGES OF PHYTOCENOSIS STRUCTURE AND PARAMETERS OF QUANTITATIVE DEVELOPMENT OF**

© 2006 Т.М. Mikheyev, Е.В. Lukjanova  
Byelorussian State University, Minsk, Byelorussia

The data of almost 50-years observations over the changes of phytoplankton communities in Lake Naroch are analyzed. Eutrophication and de- eutrophication processes are reflected in the quantitative parameters of phytoplankton development and its phytocenosis structure (diversity, dimensional spectrum of species etc.).